# 视觉和嗅觉信号对果蝇食物搜寻行为的协同作用

冯　波，王　霞，李　岩，杜永均*

（温州医学院健康与环境生态研究所，浙江温州 325035）

**摘要**：为了探索视觉和嗅觉信号在昆虫食物搜寻过程中的作用，本研究利用杨梅和橘子为引诱物，在实验室条件下测定了嗅觉和视觉信号诱集到的黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 数量，分析了嗅觉经历对果蝇嗅觉和视觉食物搜寻的影响。发现同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅诱集到的果蝇数量显著大于单一的视觉信号和嗅觉信号，但异源性嗅觉和视觉信号组合诱集到的果蝇数量和单独的嗅觉信号相似。嗅觉信号预处理不仅能够显著增加嗅觉信号诱集到的果蝇数量，其中杨梅嗅觉信号对杨梅预处理果蝇的吸引能力与视觉和嗅觉信号存在的杨梅相似，而且异源性嗅觉和视觉信号组合诱集到的预处理果蝇数量也不低于视觉和嗅觉信号存在的杨梅。另外杨梅嗅觉信号预处理也能够显著增强杨梅视觉信号诱集到的果蝇数量。但嗅觉预处理并不会改变同源性视觉和嗅觉信号组合诱集到的果蝇数量。本研究表明，果蝇同时利用视觉和嗅觉信号进行食物搜寻，因此同源性视觉和嗅觉信号在果蝇诱集过程中具有协同作用。另外果蝇具有较强的记忆和学习能力，能够将记忆中的嗅觉信号应用于食物搜寻。本研究结果不仅有利于我们了解果蝇在自然状态下的食物搜寻机制，而且有利于开发更有效的果蝇新型诱捕器。

**关键词**：黑腹果蝇；视觉；嗅觉；协同作用；食物搜寻

**中图分类号**：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2013)07-0792-07

# Synergistic effect of visual and olfactory cues in the food searching behavior of *Drosophila melanogaster*

FENG Bo, WANG Xia, LI Yan, DU Yong-Jun* (Institute of Health and Environmental Ecology, Wenzhou Medical College, Wenzhou, Zhejiang 325035, China)

**Abstract**: To study the roles of olfaction and vision in the food searching behavior of insects, we investigated the number of trapped adults of *Drosophila melanogaster* with bayberry and orange as attractants, and the effect of pretreatment with olfactory fruits (bayberry or orange) during the behavioral scenario. The results showed that traps with visual and olfactory cues from the same fruit sources attracted more flies than the bayberry picture or olfactory odor from the bayberry. However, the flies attracted by the combination of visual and olfactory cues from different kind of fruits were not significantly more than those attracted by olfactory cues. Experience by olfactory pretreatments with fruit bayberry or orange not only increased the number of flies attracted by olfactory or visual cues, in which the number of flies attracted by olfactory bayberry was the same as that attracted by bayberry with visual and olfactory cues, but also increased the number of flies attracted by traps with visual and olfactory cues from different kind of fruits. However, olfactory pretreatments did not influence the number of flies attracted by traps with visual and olfactory cues from the same fruits. So, olfactory and visual cues were used by flies in food searching behavior and there was synergistic effect of visual and olfactory cues from the same fruits on the attraction of flies. The fly *D. melanogaster* has strong memory, and can use remembered olfactory cues to facilitate food searching. Our results will not only improve our understanding about the food searching behavior of flies in nature, but also help us to design more efficient fly traps.

**Key words**: *Drosophila melanogaster*; vision; olfaction; synergism; food searching

昆虫拥有多感觉通道(multi-modality)用于搜寻食物、交配、聚集、产卵等行为，在不同的生理、生态和外部环境等条件下，各感觉通道的使用情况不尽一致。嗅觉反应常常是昆虫搜寻食物过程中最关

基金项目：浙江省科技厅重大科技专项重点项目(2007C12078)；温州市科技计划项目(N20070020)

作者简介：冯波，男，1982 年生，四川广安人，博士，助理研究员，研究方向为化学生态学，E-mail：fb820529@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：dyj@wzmc.edu.cn

收稿日期 Received：2013-03-29；接受日期 Accepted：2013-05-23

键的一步，特别是在远距离的飞行定向行为中（Bruce *et al.*, 2005）。除了利用敏感的嗅觉外，昆虫还常常利用强烈的视觉信号来保持在气味流中的迎风飞行（Srinivasan *et al.*, 1999）、调控飞行高度（Baird *et al.*, 2006）、避免着陆时撞上目标物（Tammero and Dickinson, 2002）等。因此视觉和嗅觉在昆虫食物搜寻行为过程中均具有十分重要的作用。另外，昆虫常常往返于巢穴和食物源之间，为了能够更有效地搜寻食物，昆虫已经进化出了很强的学习和记忆能力（Dukas, 2008；Wessnitzer *et al.*, 2008），不仅能够记忆食物源的位置，而且能够记忆食物源的搜寻信息。

黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 作为一种常见的模式生物，也同样用于神经生物学研究，包括嗅觉识别分子机理研究（Franco *et al.*, 2011；Tunstall *et al.*, 2012）、嗅觉识别神经生物学研究（Johnson *et al.*, 2011）、运动视觉的识别和调控机理研究（Joesch *et al.*, 2010）、视觉识别的神经生物学机制研究（Paulk *et al.*, 2012）等。部分学者研究了视觉（Robie *et al.*, 2010）、嗅觉（Budick and Dickinson, 2006）以及视觉和嗅觉联合作用（Frye *et al.*, 2003；Chow and Frye, 2008）对黑腹果蝇的行为影响，还有研究涉及到了果蝇的视觉记忆（McGuire *et al.*, 2005；Ofstad *et al.*, 2011）、嗅觉记忆（Busto *et al.*, 2010；Young *et al.*, 2011），以及视觉和嗅觉联合记忆（Guo and Guo, 2005）对果蝇行为的影响，但是这些研究为了便于分析仅选择性地使用了简单的单个或少数化合物进行实验。在自然环境中，寄主释放的是混合物，而且化合物种类繁多，因此，研究复杂视觉和嗅觉信号对果蝇食物搜寻行为的影响就显得很有必要。

果蝇中的大部分种类以腐烂的水果或植物体为食，广泛存在于人类的栖息地内，可能干扰人类的正常工作和生活（Benton, 2010），也可能成为食物的污染源（Harrington and Axtell, 1994）。部分果蝇种类还能带来巨大的经济损失，例如铃木氏果蝇 *Drosophila suzukii* 能够危害很多种类的薄皮水果和果树（Hauser, 2011；Calabria *et al.*, 2012；Cini *et al.*, 2012；Dean *et al.*, 2012），但是目前对果蝇的行为调控防治研究很少（Cha *et al.*, 2012）。本研究以自然状态下的食物源（完整的杨梅和橘子），定量分析了自然状态下的视觉和嗅觉信号对果蝇食物搜寻行为的影响，同时研究了杨梅和橘子预处理对果蝇视觉和嗅觉食物搜寻的影响。本研究的结果不仅有利于我们了解果蝇在自然状态下的食物搜寻机制，而且有利于果蝇新型诱捕器的开发和果蝇防治措施的制定。

## 1　材料和方法

### 1.1　试虫及刺激物

实验用黑腹果蝇 *D. melanogaster* 为 OR 品系，在本研究所利用标准的糖-酵母-玉米粉人工饲料（琼脂糖∶酒石酸钾钠∶氯化钙∶蔗糖∶葡萄糖∶酵母∶玉米粉∶10% 对羟基苯甲酸丁酯为 12∶9∶1∶33∶66∶25∶81∶15，m/m）进行连续多代饲养，饲养温度为 26℃，相对湿度为 60%，光周期为 8L∶16D。为了避免果蝇交配，每天对刚羽化的果蝇成虫进行雌雄鉴别，并分别放入 30 mL 玻璃管中分开饲养，每个玻璃管中放入 50 头成虫，2－5 日龄的果蝇成虫用于本实验。

嗅觉刺激物为冰冻水果：从果园中购买成熟的新鲜水果（杨梅或橘子）放入 －20℃ 冰箱中保存，实验前将冰冻的水果取出，融化后用于实验。视觉刺激物为高精度的水果彩印照片：利用照相机拍摄成熟水果（杨梅或橘子）的高清照片，并根据诱捕器的大小进行打印，尽可能使照片中的水果和实物水果在视觉上一致。彩印的水果照片在自然条件下放置一周，以消除照片上的杂味，之后用于实验。利用打印照片的白色相纸作为空白对照。本文将来源于同种水果的视觉和嗅觉信号称为同源性视觉和嗅觉信号，而将来源于不同种水果的视觉和嗅觉信号称为异源性视觉和嗅觉信号。

### 1.2　诱捕器设置

诱捕器由盖子、放置诱集物装置和果蝇活动装置 3 部分构成。对照诱捕器：将相纸（与杨梅或橘子照片大小相同的白色相纸）放入诱捕器中，使其和诱捕器壁紧贴。视觉信号诱捕器：将打印的水果（杨梅或橘子）照片放入诱捕器中，使照片和诱捕器壁紧贴。嗅觉信号诱捕器：在对照诱捕器中加入已经融化的 4 个杨梅或橘子。同源性视觉和嗅觉信号诱捕器：在杨梅（橘子）视觉诱捕器中加入已经融化的 4 个杨梅（橘子）。异源性视觉和嗅觉信号诱捕器：在橘子（杨梅）视觉诱捕器中加入已经融化的 4 个杨梅（橘子）。实验前将同种类型的 4 个诱捕器分别放置在实验笼顶部的 4 个角落（图 1）。

### 1.3　视觉和嗅觉实验

本实验在温州医学院健康与环境生态研究所的

行为学实验室完成。为了增加果蝇的取食能力，实验开始前将果蝇饥饿 2 h，具体方法如下：利用柔和的 $CO_2$ 气流将 100 头果蝇麻醉，然后将果蝇转移至塑料杯中，使其在温度为26℃，相对湿度为60%的环境中饥饿 2 h。实验时将饥饿 2 h 的果蝇放入实验笼(2 m×2 m×1.5 m)中，2 h 后，记录每个诱捕器中的果蝇数量。实验笼(图 1)每面用纱布包裹，诱捕器悬挂在其顶部的 4 个角落。为了实验时放入试虫和刺激物方便，实验笼的一面可以自由开关。实验环境同果蝇饲养环境，每个实验重复 5 次。

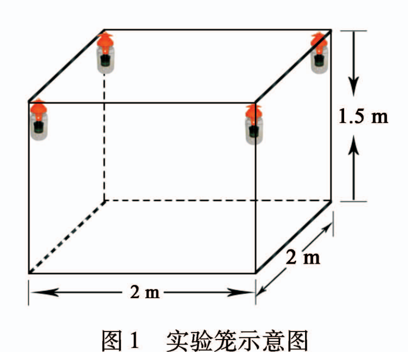



图 1 实验笼示意图

Fig. 1 Diagram of the experimental cage

诱捕器悬挂在顶部的 4 个角落。Traps are hung in four corners.

### 1.4 嗅觉学习实验

在嗅觉学习实验中，利用黑布将水果(杨梅或橘子)包裹起来，使果蝇只能感觉到水果(杨梅或橘子)气味而不能看见水果(杨梅或橘子)的颜色和形状，同时也不能取食。具体操作如下：利用柔和的 $CO_2$ 气流麻醉 100 头果蝇，然后将果蝇转移至装有 4 个水果(杨梅或橘子)的塑料杯中预处理 2 h，然后放入实验笼中，2 h 后，记录每个诱捕器中的果蝇数量。实验环境同果蝇饲养环境，每个实验重复 5 次。

### 1.5 数据统计与分析

数据分析利用 SPSS 17.0 完成，当数据的方差之间具有齐次性时，利用 ANOVA 中的 Duncan 氏法进行显著性分析；当数据的方差之间不具有齐次性时，则利用独立样本 *T* 检验进行显著性分析。当 $P < 0.05$ 时，分析的差异达到显著性水平。

## 2 结果与分析

### 2.1 视觉和嗅觉对果蝇搜寻食物行为的影响

视觉和嗅觉对果蝇搜寻食物行为的影响如图 2。杨梅视觉信号(0.50 ±0.16)、橘子视觉信号(1.00 ±0.19)和空白对照(1.13 ±0.24)诱集到的果蝇数量之间没有显著性差异($P > 0.05$)(图 2)。杨梅嗅觉信号(6.50 ±0.73)和橘子嗅觉信号(4.50 ±0.56)诱集到的果蝇数量显著($P < 0.05$)大于对照和视觉信号(图 2)，表明嗅觉信号能够显著刺激果蝇的取食行为。但是杨梅嗅觉信号和橘子嗅觉信号对果蝇的吸引能力之间差异不显著($P > 0.05$)。当同源性嗅觉和视觉信号存在时，杨梅(18.00 ±4.57)和橘子(7.00 ±1.67)诱集到的果蝇数量均显著($P < 0.05$)大于空白对照和视觉信号(图 2)，并且同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅和杨梅嗅觉信号之间的差异也达到了显著性水平($P < 0.05$)，表明视觉信号和嗅觉信号在吸引果蝇的过程中具有协同作用。另外嗅觉和视觉信号均存在的杨梅诱集到的果蝇数量显著大于橘子($P < 0.05$)(图 2)。当异源性嗅觉和视觉信号存在时，引诱物对果蝇的吸引能力(分别为 6.40 ±1.03 和 5.60 ±1.17)显著低于同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅，与同源性视觉和嗅觉信号存在的橘子，以及单独的嗅觉信号相似(图 2)。

### 2.2 杨梅嗅觉信号预处理对果蝇搜寻食物过程中视觉和嗅觉行为的影响

利用杨梅嗅觉信号预处理果蝇 2 h 后，杨梅视觉信号诱集到的杨梅预处理果蝇(4.36 ±1.00)多于橘子视觉信号(2.45 ±0.45)($P > 0.05$)(图 3)，显著多于空白对照(1.50 ±0.41)($P < 0.05$)(图 3)，也显著多于杨梅视觉信号诱集到的未处理果蝇($P < 0.05$)(图 5)，因此杨梅预处理增加了杨梅视觉信号对果蝇的引诱效果。另外，橘子视觉信号对杨梅预处理果蝇的引诱能力强于未处理果蝇(图 5)，但是差异不显著($P > 0.05$)。杨梅嗅觉信号(22.27 ±5.44)和橘子嗅觉信号(11.90 ±2.08)诱集到的杨梅预处理果蝇显著多于空白对照和视觉信号($P < 0.05$)，也显著多于诱集到的未处理果蝇($P < 0.05$)(图 5)，其中杨梅嗅觉信号对杨梅预处理果蝇的吸引能力与同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅(22.17 ±4.56)相似(图 3)，而橘子嗅觉信号对杨梅预处理果蝇的吸引能力显著大于同源性嗅觉和视觉信号存在的橘子(6.50 ±0.76)($P < 0.05$)(图 3)。因此杨梅预处理增加了杨梅嗅觉信号和橘子对果蝇的引诱效果。虽然杨梅预处理果蝇对同源性嗅觉和视觉信号存在的橘子的趋性显著小于杨梅($P < 0.05$)(图 3)，但是相对于未处理果蝇，杨梅预处理并没有显著改变果蝇对同源性嗅觉和视觉信

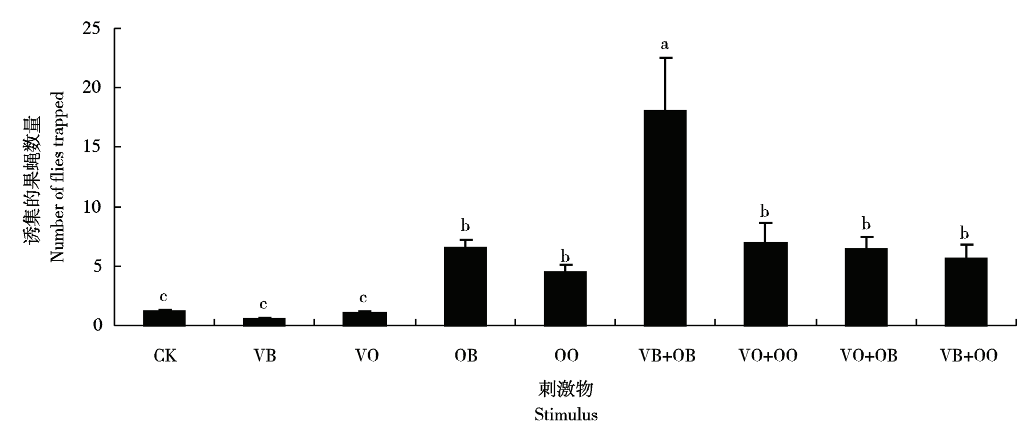



图 2　视觉和嗅觉信号对黑腹果蝇搜寻食物行为的影响

Fig. 2　Effect of vision and olfaction on the food searching behavior of *Drosophila melanogaster*

CK: 空白对照(白色相纸) Blank control (white paper); VB: 杨梅视觉信号 Bayberry picture; VO: 橘子视觉信号 Orange picture; OB: 杨梅嗅觉信号 Olfactory odor of bayberry; OO: 橘子嗅觉信号 Olfactory odor of orange. 图中数值为平均值 ± 标准误; 柱上方的不同字母表示差异显著($P<0.05$, 检验方法为 Duncan 氏法和 $T$ 检验)。Data in the figure are mean ± *SE*, and different small letters above the bars show significant differences at the 0.05 level (Duncan's method and $T$-test). 下图同 The same for the following figures.

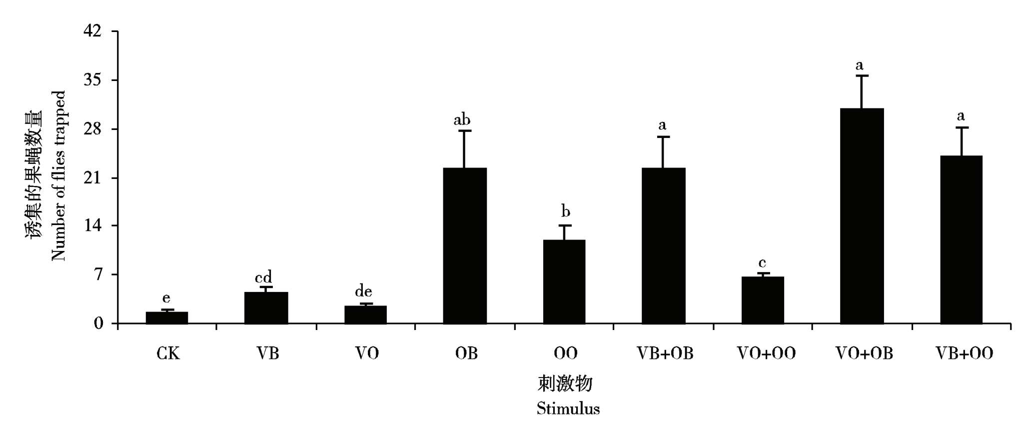



图 3　杨梅嗅觉信号预处理对黑腹果蝇搜寻食物过程中视觉和嗅觉行为的影响

Fig. 3　Effect of pretreatment with olfactory bayberry on vision and olfaction in the food searching behavior of *Drosophila melanogaster*

号存在的橘子和杨梅的趋性($P>0.05$)(图 5)。杨梅预处理显著提高了果蝇对异源性嗅觉和视觉信号引诱物的趋性(分别为 30.8 ± 4.91 和 24.00 ± 4.15),使其显著高于未处理果蝇($P<0.05$)(图 5)。异源性嗅觉信号和视觉信号组成的引诱物对杨梅预处理果蝇的引诱能力甚至高于同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅(图 3)。

### 2.3　橘子嗅觉信号预处理对果蝇搜寻食物过程中视觉和嗅觉行为的影响

杨梅视觉信号(1.47 ± 0.34)、橘子视觉信号(2.91 ± 1.10)、对照(1.91 ± 0.65)诱集到的橘子预处理果蝇没有显著性差异($P>0.05$)(图 4),与诱集到的未处理果蝇之间也没有显著性差异($P>0.05$)(图 5),表明橘子嗅觉信号预处理并不能显著增加果蝇对视觉信号的趋性。杨梅嗅觉信号(12.45 ± 2.02)和橘子嗅觉信号(16.09 ± 1.61)诱集到的橘子预处理果蝇显著多于对照和视觉信号($P<0.05$)(图 4),和同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅对橘子预处理果蝇的引诱能力(15.17 ± 3.32)相似(图 4)。橘子嗅觉信号诱集到的橘子预处理果蝇显著多于未处理果蝇($P<0.05$)(图 5),也显著多于同源性嗅觉和视觉信号存在的橘子(7.67 ± 1.11)($P<0.05$)(图 4)。表明橘子嗅觉信号预处理显著增加了果蝇对嗅觉信号的趋性。虽然橘子预处理果蝇对同源性嗅觉和视觉信号存在的橘子的趋性显著小于杨梅($P<0.05$)(图 4),但是相对于未处理果蝇,橘子预处理并没有显著改变果蝇对同源性嗅觉和视觉信号存在橘子和杨梅的趋性(图 5)。橘子预处理显著提高了果蝇对异源性嗅觉信号和视觉信号组成引诱物的趋性(分别为22.00

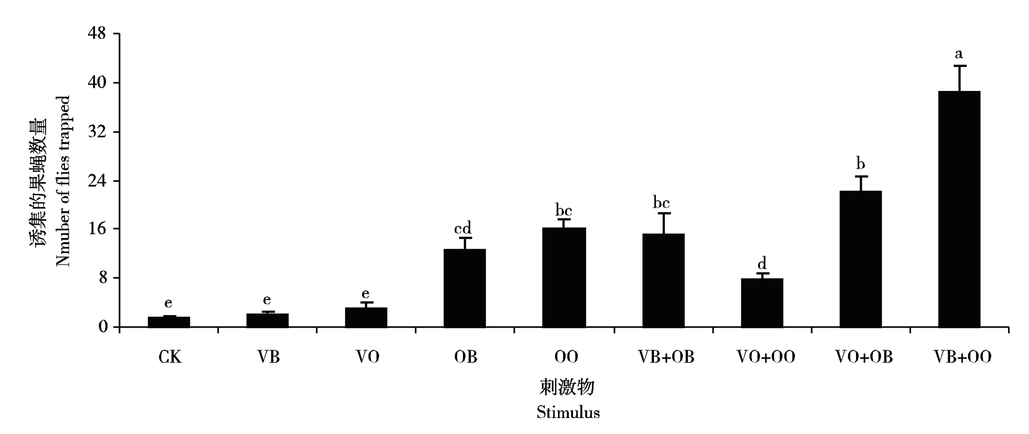



图 4 橘子预处理对黑腹果蝇搜寻食物过程中的视觉和嗅觉行为的影响

Fig. 4 Effect of pretreatment with olfactory orange on vision and olfaction in the food searching behavior of *Drosophila melanogaster*

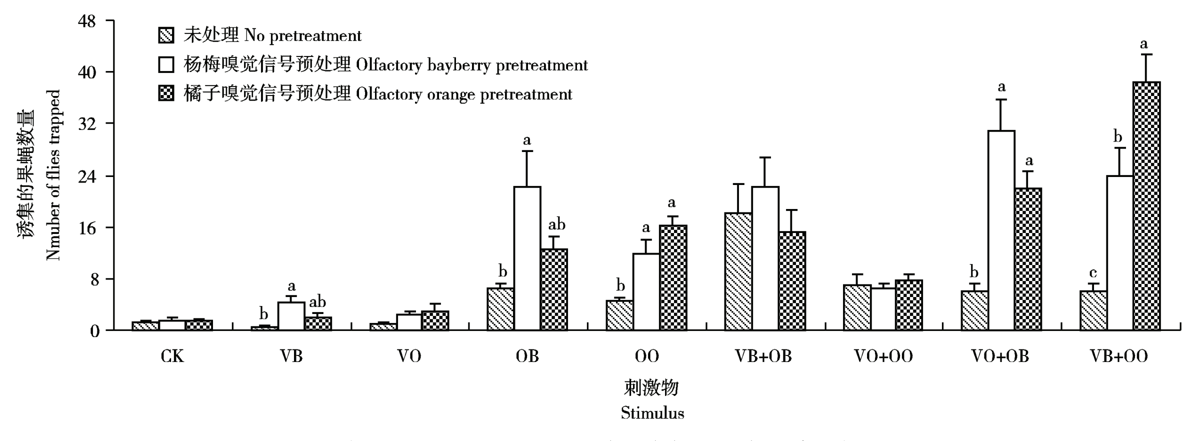



图 5 不同嗅觉预处理对黑腹果蝇搜寻食物过程中的感觉行为的影响

Fig. 5 Effect of olfactory pretreatment on different sensations in the food searching behavior of *Drosophila melanogaster*

±2.59 和 38.40 ± 4.23)，使其显著高于未处理果蝇($P<0.05$)(图 5)，并且高于同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅(图 4)，其中杨梅视觉信号与橘子嗅觉信号组成的引诱物对橘子预处理果蝇的吸引能力显著高于同源性嗅觉和视觉信号存在的杨梅($P<0.05$)(图 4)，也显著高于杨梅视觉信号和橘子嗅觉信号组成的引诱物对杨梅预处理果蝇的吸引能力($P<0.05$)(图 5)。

# 3 讨论

嗅觉和视觉在昆虫寻找配偶、食物和产卵时具有决定性作用。本研究利用接近自然状态下的杨梅和橘子为引诱物，定量分析了半自然状态下的视觉和嗅觉信号对果蝇食物搜寻行为的影响，同时研究了杨梅和橘子预处理对果蝇食物搜寻过程中的视觉和嗅觉行为的影响。发现单纯的视觉信号对果蝇没有吸引能力，而单纯的嗅觉信号对果蝇具有很好的引诱效果。在果蝇搜寻食物的过程中，视觉和嗅觉信号具有明显的协同作用。同时嗅觉预处理能够提升果蝇对嗅觉信号、视觉信号和异源性嗅觉和视觉信号组合的趋性，却不能改变同源性嗅觉和视觉信号组合对果蝇的吸引能力。

## 3.1 视觉和嗅觉在果蝇搜寻食物过程中的协同作用

视觉信号在果蝇着陆时具有非常重要的作用。为了安全着陆，昆虫首先通过视觉信号选择着陆地点，当着陆地点临近时，再次利用视觉信号评估是否着陆，如果决定着陆，则通过视觉信号决定何时延伸足部开始着陆(van Breugel and Dickinson, 2012)。当着陆之后，视觉对于行走中的果蝇搜寻食物的行为仍然非常关键，它会利用背景中的视觉信号来保持正确的前进方向(Robie *et al*., 2010)。但是本研究发现，杨梅视觉信号和橘子视觉信号诱集到的果蝇数量和对照相当(图 2)，这表明虽然视觉信号在果蝇搜寻食物的过程中具有重要作用，但

是利用单独的视觉信号并不能准搜寻到食物。

嗅觉气味能够引起果蝇向气味源进行定向飞行（Budick and Dickinson，2006），也能够增加果蝇的飞行动力（Chow and Frye，2008）。当气味流消失时，果蝇的飞行变得混乱（Budick and Dickinson，2006）。因此嗅觉在果蝇的食物搜寻中具有十分重要的作用，嗅觉气味已经被用于果蝇防治（Birmingham *et al*.，2011；Cha *et al*.，2012）。但是也有研究发现，当只能够闻到吸引气味而没有其他视觉参照物时，果蝇将不能正确定位气味源（Frye *et al*.，2003）。本研究发现，嗅觉信号诱集到的果蝇数量显著大于对照和视觉信号（图 2，3 和 4），也证实果蝇能够利用单独的嗅觉气味进行食物搜寻。本研究中杨梅嗅觉信号诱集到的果蝇数量和橘子嗅觉信号诱集到的没有显著性差异（图 2，3 和 4）。这可能是由于杨梅（Zhang *et al*.，2012）和橘子（Lin *et al*.，2001）释放的气味物质成分复杂，果蝇仅仅依靠嗅觉并不能区别这两种果实。果蝇的嗅觉虽然很灵敏，能够区别重氢替换的气味分子和正常气味分子（Franco *et al*.，2011），但是，仅仅依靠嗅觉，果蝇却不能区别 4 种组分组成的气味物质（Young *et al*.，2011）。

果蝇在搜寻食物的过程中，能够整合使用嗅觉和视觉信号。果蝇能够通过视觉背景中的纵条纹而不是横条纹来定位吸引性气味（Frye *et al*.，2003），同时嗅觉气味能够增加果蝇的纵向视觉范围，减小横向视觉范围，从而提高果蝇飞行的稳定性，使其更好地进行定向飞行（Chow and Frye，2008）。本研究发现，同源性嗅觉和视觉信号存在时，杨梅诱集到的果蝇数量显著多于单一感觉信号（图 2），表明果蝇在搜寻食物的过程中，确实联合使用了食物释放的嗅觉信号和视觉信号来定位食物。当嗅觉信号和视觉信号同时存在时，杨梅诱集到的果蝇数量显著多于橘子（图 2 和 3），而且异源性嗅觉和视觉信号在诱集果蝇时不存在协同作用，进一步证明果蝇联合使用食物释放的嗅觉信号和视觉信号进行食物搜寻，只有当视觉和嗅觉信号完全吻合时，果蝇才会被更好地吸引。果蝇联合使用食物释放的嗅觉信号和视觉信号进行食物搜寻可以在一定程度上解释自然状态下昆虫如何从大量背景植物中选择寄主植物。事实上，嗅觉和视觉信号的增效作用还体现在果蝇的其他行为上，例如记忆。果蝇并不能记住低于阈值的单个嗅觉或视觉信号，但是当低于阈值的嗅觉和视觉信号同时存在时，果蝇能够记住它们（Guo and Guo，2005）。当嗅觉信号和视觉信号同时存在时，橘子仍然能够诱集到部分果蝇（图 2，3 和 4），这可能是由于本实验使用的橘子已经开始发酵，而酵母本身对果蝇也有吸引能力（Becher *et al*.，2012）。

### 3.2 嗅觉预处理提高果蝇食物搜寻过程中的视觉和嗅觉行为

黑腹果蝇能够利用已经经历过的视觉信号来记忆食物源，包括物体的颜色和形状（Tang and Guo，2001），从而方便自己或者同伴再次找到食物源（Ofstad *et al*.，2011）。果蝇对嗅觉气味也具有记忆能力。当惩罚（punishment）存在时，果蝇能够记住相应的气味，而选择其他的气味（Guo and Guo，2005）。果蝇不仅能够记住具有吸引作用的单个化合物，而且能够记住 2 个组分的混合物（Young *et al*.，2011）。本研究发现，果蝇确实能够记住水果气味中的某些物质，并且将这些记忆应用于嗅觉水果的识别过程中，从而使嗅觉水果吸引到的嗅觉气味预处理果蝇的数量显著大于未处理果蝇（图 5），其中杨梅嗅觉信号对杨梅嗅觉信号预处理果蝇的吸引能力与嗅觉和视觉信号同时存在的杨梅相似（图 3）。果蝇记忆的水果气味物质可能是水果共有的气味成分，因为一种水果对另一种水果预处理果蝇的引诱能力和该种水果预处理的果蝇相似（图 5）。另外，嗅觉预处理也能够增加果蝇对视觉信号的识别能力，其中杨梅视觉信号诱集到的杨梅嗅觉信号预处理果蝇显著多于未处理果蝇（图 5），表明果蝇的视觉记忆和嗅觉记忆之间可以相互转化。以前研究也发现了类似现象。利用视觉和嗅觉信号预处理后，能够使视觉（嗅觉）训练的果蝇记住嗅觉（视觉）信号，但是利用单一的视觉或嗅觉信号进行预处理则不行（Guo and Guo，2005）。虽然嗅觉气味预处理能够增加单一感觉信号对果蝇的吸引能力，但是却不能增加同源性视觉和嗅觉信号存在的引诱物对果蝇的吸引能力，因为嗅觉气味预处理的果蝇对嗅觉信号和视觉信号均存在的杨梅和橘子的趋性和未处理果蝇相似（图 5）。不过嗅觉信号预处理能够显著提升异源性视觉和嗅觉信号引诱物对果蝇的吸引能力（图 5）。这可能是由于当同源性视觉和嗅觉信号存在时，果蝇的识别能力已经达到最大，而单个感觉信号与异源性视觉和嗅觉信号引诱物对果蝇的吸引能力未达到最大，因为单个感觉信号与异源性视觉和嗅觉信号引诱到的果蝇数量显著低于同源性视觉和嗅觉信号（图 2）。

### 3.3 结果应用价值

目前国际上已经有很多设计完整的果蝇诱捕器(Birmingham *et al*., 2011),但是这些诱捕器仅利用食物的嗅觉气味来诱集果蝇。本研究发现,单纯的果实嗅觉信号虽然能够诱集到大量果蝇(图2),但是当果实的视觉信号存在时,诱集到的果蝇数量显著增加(图2),因此,我们认为,在设计果蝇诱捕器时,除了考虑诱捕器对果蝇的嗅觉吸引外,还应该考虑视觉信号对果蝇的吸引和协同作用。另外,本研究的实验结果显示,果蝇具有较强的记忆能力,能够记住水果气味中的某些物质,并且将这些记忆应用于嗅觉水果的识别过程中,使其能够更容易找到寄主食物(嗅觉预处理果蝇对嗅觉水果的趋性显著大于未处理果蝇),这就增加了果蝇在自然界中的适应性。因此在设计诱捕器时要充分避免果蝇从诱捕器中逃逸,从诱捕器中逃逸的果蝇可能会由于其的诱捕器经历而使果蝇对诱捕器产生学习和记忆能力,降低果蝇诱捕器的诱捕效果。果蝇记忆的水果气味物质可能是水果共有的气味成分,因为利用橘子嗅觉信号或者杨梅嗅觉信号预处理均能够增加果蝇对橘子嗅觉信号和杨梅嗅觉信号的趋性,这可能为我们设计诱捕器提供了便利,例如可以将水果共有的气味成分加入诱捕器中,从而提高诱捕器的诱捕效果。

## 参考文献(References)


Baird E, Srinivasan M, Zhang S, Lamont R, Cowling A, 2006. Visual control of flight speed and height in the honeybee. In: Nolfi S, Baldassarre G, Calabretta R, Hallam JT, Marocco D, Meyer JA, Miglino O, Parisi D eds. From Animals to Animats 9. Springer, Berlin/Heidelberg. 40 – 51.

Becher PG, Flick G, Rozpędowska E, Schmidt A, Hagman A, Lebreton S, Larsson MC, Hansson BS, Piškur J, Witzgall P, Bengtsson M, 2012. Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. *Funct. Ecol.*, 26(4): 822 – 828.

Benton R, 2010. Chemosensory ecology: deceiving *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 20(20): 891 – 893.

Birmingham AL, Kovacs E, Lafontaine JP, Avelino N, Borden JH, Andreller IS, Gries G, 2011. A new trap and lure for *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.*, 104(3): 1018 – 1023.

Bruce TJA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci.*, 10(6): 269 – 274.

Budick SA, Dickinson MH, 2006. Free-flight responses of *Drosophila melanogaster* to attractive odors. *J. Exp. Biol.*, 209(15): 3001 – 3017.

Cha D, Adams T, Rogg H, Landolt P, 2012. Identification and field evaluation of fermentation volatiles from wine and vinegar that mediate attraction of spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *J. Chem. Ecol.*, 38(11): 1419 – 1431.

Chow DM, Frye MA, 2008. Context-dependent olfactory enhancement of optomotor flight control in *Drosophila*. *J. Exp. Biol.*, 211(15): 2478 – 2485.

Franco MI, Turin L, Mershin A, Skoulakis EMC, 2011. Molecular vibration-sensing component in *Drosophila melanogaster* olfaction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(9): 3797 – 3802.

Frye MA, Tarsitano M, Dickinson MH, 2003. Odor localization requires visual feedback during free flight in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.*, 206(5): 843 – 855.

Guo J, Guo A, 2005. Crossmodal interactions between olfactory and visual learning in *Drosophila*. *Science*, 309(5732): 307 – 310.

Harrington LC, Axtell RC, 1994. Comparisons of sampling methods and seasonal abundance of *Drosophila repleta* in caged-layer poultry houses. *Med. Vet. Entomol.*, 8(4): 331 – 339.

Joesch M, Schnell B, Raghu SV, Reiff DF, Borst A, 2010. ON and OFF pathways in *Drosophila* motion vision. *Nature*, 468(7321): 300 – 304.

Johnson O, Becnel J, Nichols CD, 2011. Serotonin receptor activity is necessary for olfactory learning and memory in *Drosophila melanogaster*. *Neuroscience*, 192: 372 – 381.

Ofstad TA, Zuker CS, Reiser MB, 2011. Visual place learning in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 474(7350): 204 – 207.

Paulk A, Millard SS, van Swinderen B, 2012. Vision in *Drosophila*: seeing the world through a model's eyes. *Annu. Rev. Entomol.*, 58: 313 – 332.

Robie AA, Straw AD, Dickinson MH, 2010. Object preference by walking fruit flies, *Drosophila melanogaster*, is mediated by vision and graviperception. *J. Exp. Biol.*, 213(14): 2494 – 2506.

Srinivasan MV, Chahl JS, Weber K, Venkatesh S, Nagle MG, Zhang SW, 1999. Robot navigation inspired by principles of insect vision. *Robo. Auton. Syst.*, 26(2 – 3): 203 – 216.

Tammero LF, Dickinson MH, 2002. Collision-avoidance and landing responses are mediated by separate pathways in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.*, 205(18): 2785 – 2798.

Tang S, Guo A, 2001. Choice behavior of *Drosophila* facing contradictory visual cues. *Science*, 294(5546): 1543 – 1547.

van Breugel F, Dickinson MH, 2012. The visual control of landing and obstacle avoidance in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.*, 215(11): 1783 – 1798.

Young JM, Wessnitzer J, Armstrong JD, Webb B, 2011. Elemental and non-elemental olfactory learning in *Drosophila*. *Neurobiol. Learn. Mem.*, 96(2): 339 – 352.


(责任编辑: 袁德成)